

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBi



Kateřina Jechová

Design a funkční morfologie křídel hmyzu

Design and functional morphology of insect wings

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

České Budějovice, 2011

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání akademického titulu.

V Českých Budějovicích, 17. 07. 2011

Kateřina Jechová

Abstrakt

Schopnost aktivního letu živočichů je bezesporu jedním z nejvýraznějších pokroků v evoluci, který nejen že umožnil těmto živočichům ovládnout vzdušný prostor, ale v průběhu evoluce také výrazně ovlivnil proměny celé řady dalších organismů. Hmyz, jako jediná skupina bezobratlých živočichů, která je schopná aktivního letu, se právě především díky této vlastnosti stal globálně nejvýraznější a evolučně nejúspěšnější skupinou živočichů. Existuje několik teorií o tom, jak vlastně křídlo hmyzu vzniklo. Z fosilních nálezů a jejich srovnáním s recentními druhy lze vymezit dvě nejzákladnější. Vzhledem k diskontinuitě ve fosilním záznamu však chybí vývojové mezičlánky a křídla se objevují náhle na hranici spodního a svrchního karbonu tzn. cca před 320 mil. let.

Křídlo je velice komplexní strukturou, která nemá jinde v živočišné říši obdoby. Během evoluce se tak z hmyzu stali velice obratní letci, kterým křídla slouží i k ochraně nebo např. ke smyslovému vnímání svého okolí. Jen minimum známých druhů bylo dosud podrobně prozkoumáno. Křídlo stejně jako let hmyzu celkově, je stále otevřeným tématem, které nám jistě v budoucnu přichystá nejedno překvapení. Cílem této práce je komplexně popsat křídlo a definovat jeho morfologické a designové vlastnosti.

Klíčová slova: Insecta, Pterygota, křídlo, žilnatina, morfologie, let, evoluce.

Abstract

Animal fly ability is undoubtedly one of the biggest innovation in evolution that allow animals to settle down another space on the Earth – the air. However, there are significant impacts on the other organisms during the evolution, too. The insect is single group of invertebrates with abilities to fly and because of that it became the most diversified group of organisms. There are a couple of theories about origin of the insect wings. Two major hypotheses considering the recent insects with their fossil record are widely known. Nevertheless, there is no direct clue to the first Pterygota due to the discontinuity of fossil record in the initial phase of their evolution

The wing is very complex and unique structure throughout organisms. Insects became very good fliers during the evolution and wings are also used to protect of the body, carrying

sensory organs, etc. Nevertheless, only very few insect species are well explored in term of flight and, an open theme for future studies. Aim of the present work is to describe the significance of the wing and to briefly review its morphological and design properties.

Key words: Insecta, Pterygota, wing, venation, morphology, flight, evolution.

Obsah

OBSAH.....	1
1. ÚVOD.....	2
2. MORFOLOGIE KŘÍDLA HMYZU	3
2. 1 Části křídla	4
2. 1. 1 Axila	5
2. 1. 2 Žilnatina křídla	7
2. 1. 3 Podrobná morfologie žilek.....	8
2. 1. 4 Membrána.....	12
2. 1. 5 Povrchové struktury.....	12
2. 1. 6 Druhy a tvary křídel.....	13
2. 2 Funkce křídel hmyzu	17
2. 2. 1 Ohyby křídla v průběhu letu	18
2. 2. 2 Skládání křídel.....	19
2. 2. 3 Smyslová ústrojí na křídlech hmyzu	20
3. VÝVOJ KŘÍDEL HMYZU	23
3. 1. Časová osa evoluce hmyzu	23
3. 2. Teorie vzniku křídel hmyzu umožňujících aktivní let	24
3. 2. 1. Parantální teorie	25
3. 2. 2. Exite - „Skimming“ teorie	25
3. 3. Funkce křídla hmyzu s ohledem na jejich vznik.....	26
4. ZÁVĚR.....	28
SEZNAM LITERATURY:.....	29

1. Úvod

Křídla hmyzu jsou velice specifické přívěsky, nemající v živočišné říši obdoby. V živočišné říši nalezneme pouze několik skupin, které jsou schopné aktivního letu, přičemž nejrozmanitější z nich je právě křídlatý hmyz. Morfologie křídla hmyzu je výsledkem velice složitých evolučních procesů a dodnes se vedou dohady, jak vlastně let u hmyzu vznikl (Parchem a kol. 2007). Zkoumání křídla jako struktury je potřeba pojmout jako komplexní proces a to od mikroskopické struktury a složení až po makroskopické znaky lišící se od skupiny ke skupině. Morfologii křídla je nutné zasadit do kontextu funkčnosti, neboť každý znak má svůj význam a často hraje zásadní roli ve výsledné funkčnosti. Při popisu jednotlivých částí křídla je proto potřeba zohlednit i jejich funkci a vytvořit tak kompletní přehled jeho funkčně morfologických charakteristik. Vzhled křídel je také důležitou součástí, která se především u některých skupin vyvinula v širokou paletu designových variací. Sledování variability znaků na základě vlivů okolí na organismus je pak vhodným doplněním komplexity popisu křídla.

2. Morfologie křídla hmyzu

Ve struktuře křídla existují tři nejdůležitější oblasti, které je potřeba prostudovat, abychom mohli křídlo popsat. Jedná se o artikulační část, tedy tu která nasedá na tělo hmyzu, dále žilek procházející křídlem a jednotlivé oblasti křídelní plochy. Artikulační oblast křídla poskytuje struktury zajišťující pohyb křídla jako celku (tedy i distální části). Žilky mají za úkol zpevňovat plochu křídla tak, aby bylo odolné vůči proudu vzduchu za letu (Haas a Beutel 2001).

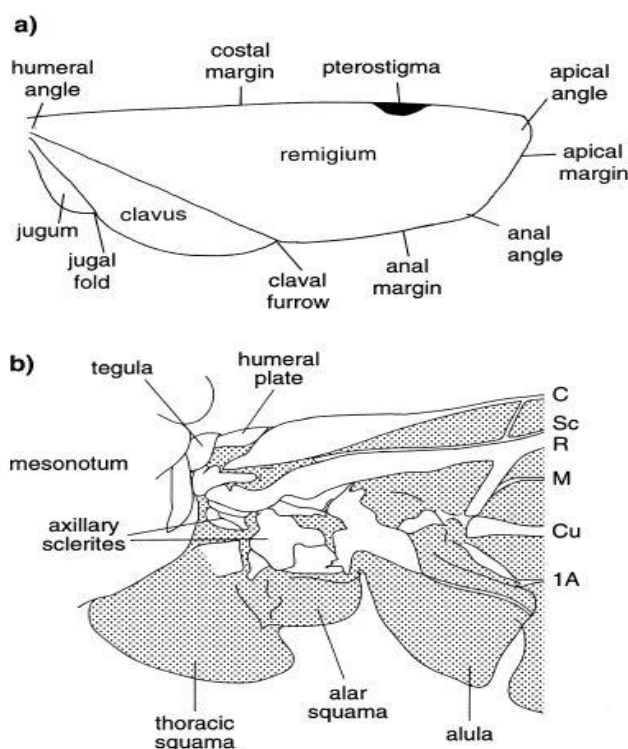
Jak bylo řečeno výše, na rozdíl od jiných živočišných druhů schopných aktivního letu, nejsou jejich křídla původně končetiny, které se v průběhu evoluce přeměnily morfologicky i funkčně, tudíž např. nedošlo k vytvoření svaloviny přímo v křídle apod. Kompletně jsou tvořeny extracelulárním materiálem – kutikulou. Křídla ovšem prošla také výraznými proměnami, vyvolanými především způsobem letu, který se vyvinul – cyklicky se opakující specifický pohyb, při kterém vzniká vztlak a tah – vývoj těchto pohybů šel vlastně „ruku v ruce“ s výraznými strukturálními změnami na křídle (Dickinson a kol. 1999). Postupem evoluce se však objevují také u hmyzu specifické sekundární funkce křídel, které stejně tak vedly k jejich morfologickým změnám a to buď jako „vylepšení“ křídel vedoucí k lepším letovým vlastnostem, nebo jako jeho přestavba ve strukturu, která již přímo s letem nemá nic společného. Plně vyvinutá křídla můžeme najít pouze u dospělých jedinců křídlatého hmyzu. Výjimkou je řád Ephemeroptera – jepice, jehož zástupci mají v rámci ontogeneze dvě plně okřídlená stádia (Edmunds 1972).

Křídla jsou k tělu napojena v oblasti meso- a metathoraxu a lze je popsat jako tenké ploché útvary protkané sítí žilek, schopné kmitavého pohybu ve vertikálním směru. Plocha křídla je tvořena dvěma vrstvami kutikuly. Žilky procházejí místy, kde se tyto dvě vrstvy oddalují a vznikají tak silně sklerotizované větvené kanály, zajišťující pevnost křídla. Hlavní žilky jsou obvykle doprovázeny přítomností tracheje a nervu. Prostor žilek je tak naplněn hemolymfou, ovšem pouze v místech, kde je tato dutina napojena na hemocoel (Combes a Daniel 2003).

2. 1 Části křídla

Jednotlivé plochy křídla od sebe oddělují flexní linie a ohebné rýhy. Největší částí je tzv. remigium. To zahrnuje plochu od předního okraje křídla až po klavální rýhu. Z druhé strany této linie se nachází tzv. clavus, který ovšem u zadních křídel některých skupin hmyzu dosahuje značné plochy, v takovém případě je nazýván vannus. Okrajovou částí křídla je pak tzv. jugum, to je od clavu odděleno tzv. jugálním ohybem. U dvoukřídleho hmyzu je zadní část křídla hmyzu rozdělena ještě na další tři části (viz obrázek č. 1).

Plocha křídla je dále rozdělena sítí podélných a příčných žilek. Klasické rozdělení viz kapitola „Žilnatina křídel“, zde se chci zmínit o oblasti zvané Plamka - Pterostigma. Tato oblast se vyskytuje pouze u některých druhů hmyzu a to buď na obou párech křídel (Odonata) nebo pouze předním páru křídel (velká většina zástupců řádů Hymenoptera, Psocoptera, Megaloptera, Mecoptera). Jde o silně pigmentovanou oblast, která je navíc podstatně těžší než analogická oblast křídla u jiných druhů bez plamky. Předpokládá se, že například u vážek (Odonata) napomáhá tato těžší část křídla stabilizaci a omezení nežádoucích pohybů v průběhu cyklu pohybu křídla za letu (Norberg 1972).

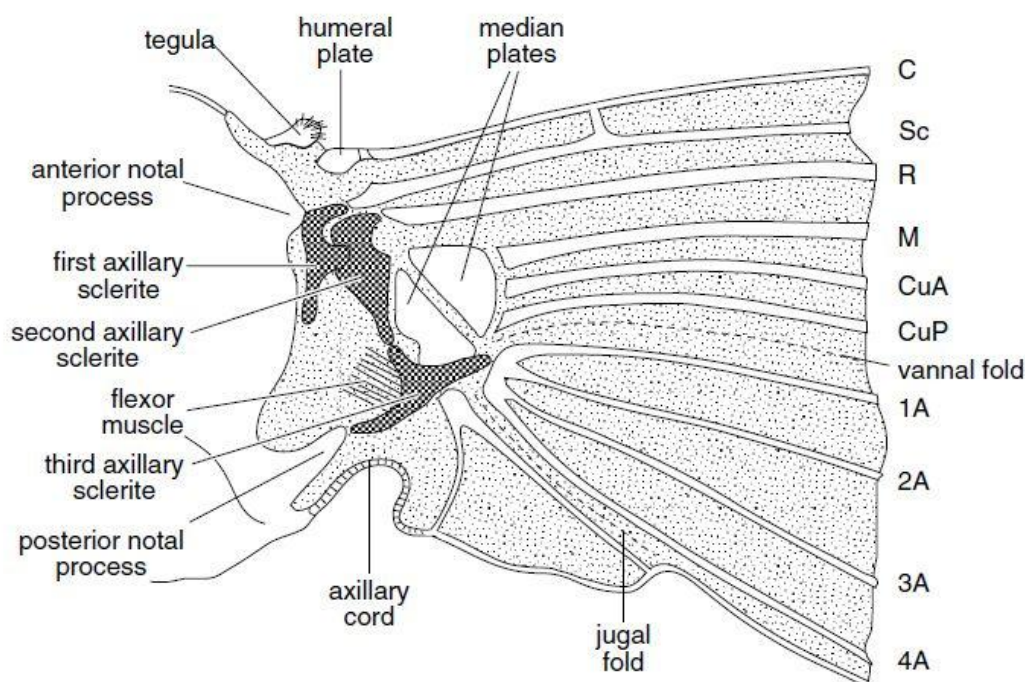


Obr. č.1 :Oddíly křídla. **A)** schematické znázornění jednotlivých částí. **B)** znázornění specifického rozdělení bazální posteriorní části křídla u dvoukřídlého hmyzu. **Thorakální squama** - derivát scutella (název pro brouky (Coleoptera) – u ostatních mesothorax, **Alární squama** – derivát původního Juga. **Alula** – původně součást remigia (převzato z Oldroyd 1949).

2. 1. 1 Axila

Velice důležitým morfologickým prvkem je spojení křídla s hrudním článkem. Tento spoj musí být nejen velice pevný, ale také musí být schopen efektivně převádět pohyby hrudi na pohyby křídla. To je umožněno složitou soustavou tzv. „axilárních skleritů“, uložených mezi spodní a svrchní membránou. Ve většině případů se jedná o tři sklerity, z nichž první je uložen v membráně na spodní straně křídla. Na tělo se napojuje k tzv. přednímu hrudnímu výběžku. Druhý sklerit je napojen na obě membrány, tedy spodní i svrchní a napojuje se na bazální část radiálních žilek. Je také napojen na třetí axilární sklerit, který je napojen na zadní hrudní výběžek a anální žilku. Třetí sklerit je ypsilonovitého tvaru, přičemž na jeho přibližný střed se upíná přitahovač. U některých druhů hmyzu (Orthoptera, Hymenoptera) se vyskytuje ještě čtvrtý sklerit. Je umístěn mezi hrudními výběžky a napojuje se na třetí sklerit. Tato složitá soustava má zásadní význam při změnách tvaru křídla v průběhu letu (Wootton 1981). Na třetí sklerit se pak často

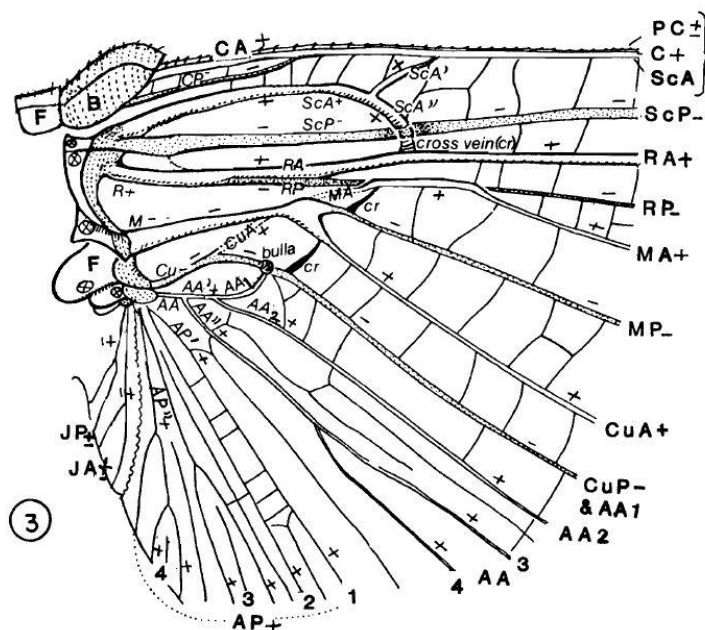
upínají další dvě pevné plošky, tzv. „mediální“, které přenášejí sílu na dvě další základní žilky – mediu (M) a cubitus (Cu). První žilka tedy Costa (C), je k hrudi připojena přes dva menší sklerity označované jako humerální ploška a tegula. Například u sarančat (Orthoptera: Acridioidea) bylo vypořádováno, že tyto plochy velice výrazně ovlivňují pohyby křídel a je pravděpodobné, že tuto funkci plní i u jiných skupin (Wolf 1993). Složitost stavby axily je většinou přímo úměrná složitosti pohybů křídla daného druhu hmyzu. Např. u skupin, které nejsou schopny složení křídel ploše na zadeček (Ephemeroptera, Odonata), je napojení křídla k tělu morfologicky podstatně jednodušší. U řádu Odonata je tvořena pouze dvěma mohutnými sklerity - humerálním a axilárním (Wootton a Kukalová-Peck 2000). Naopak například u rodu *Glossina* (Diptera) je popsána podstatně složitější stavba připojení. Přední křídlo je na zadní hrudní výběžek napojeno tak, že umožňuje dvě polohy, čehož hmyz využívá jak při skládání křídel, tak při letu, což slouží k jeho dalšímu zefektivňování operativně v závislosti na podmínkách. Tento mechanismus se pravděpodobně vyskytuje u dalších skupin hmyzu (Nalbach 1989).



Obr. č. 2: Podrobný nákres napojení křídla k tělu hmyzu (převzato z Snodgrass 1935).

2. 1. 2 Žilnatina křídla

Hlavní podpůrnou silou křídelní membrány je výrazná síť žilek, procházející v podélném směru křídla. Jednotlivé podélné (longitudinální) žilky jsou propojeny množstvím příčných žilek. Jejich počet se mezidruhově liší a tak žilnatina často slouží jako důležitý diagnostický znak dané skupiny hmyzu (Wootton 2001). Žilky mohou membránou vést dvěma způsoby. Pokud je žilka vystouplá na spodní straně křídla, jedná se o tzv. žilku konkávní (-), naopak pokud je vystouplá na svrchní straně, jde o žilku konvexní (+). Základní podélné žilky jsou systematicky pojmenovány a tvoří tak základ systému vzoru křídelní žilnatiny (Wootton a Ennos 1989). Na obrázku č. 3 jsou tyto základní podélné žilky schematicky zakresleny a pojmenovány.



Obr. č. 3: a) Náčrt základní žilnatiny křídla. Označení jednotlivých žilek a polí se řídí dle systému zkratk viz níže (Systém označení: costa (C), subcosta anterior (ScA), subcosta posterior (ScP), radius anterior (RA), radial sector (RP), media anterior (MA), media posterior (MP), cubitus anterior (CuA), cubitus posterior (CuP), anal anterior (AA), anal posterior (AP). Konkávní žilky jsou označeny minus, konvexní plus. Větvené žilky jsou označeny čísly (převzato z: Kukalová-Peck 1983).

Systém žilek je mezidruhově velmi rozmanitý. Například malé druhy hmyzu mají často extrémně redukovanou žilnatinu, kdy většina longitudinálních žilek úplně chybí (Hamilton 1972). Naopak některé větší druhy, mají všechny základní žilky a navíc velice hustou síť spojovacích příčných žilek. Tvoří tak velice hustou síť a dodávají křídlu velkou pevnost, jako je tomu např. u zástupců řádu Odonata (Dudley 1998). Obecně platí, že rozmístění podélných žilek odpovídá tomu, jak jsou jednotlivé části křídla namáhány a jaké vlastnosti tak musejí mít, aby mohlo křídlo fungovat jako struktura k létání. Čím je v určité části křídla vyšší hustota žilek, tím vyšší je také její tuhost, ovšem samozřejmě na úkor elasticity. V přední části křídla, která rozráží vzduch, tvoří žilky jakousi tvrdou silně sklerotizovanou „lištu“, která svojí pevností udržuje křídlo při pohybu vzduchem (Haas a Beutel 2001).

2. 1. 3 Podrobná morfologie žilek

Základní dělení na podélné a příčné žilky (viz výše) je pouze orientační, neboť u hmyzu lze nalézt velké množství modifikací a tím i odklonů od tohoto základního systému. Žilku lze definovat podle Woottona (1992) jako „tubulární útvar obsahující a rozvádějící hemolymfu, často spolu s tracheou a nervem“. Ovšem i od tohoto tvrzení existuje množství odchylek, neboť je velký rozdíl mezi hlavními podélnými žilkami a například příčnými žilkami v distální části křídla. Příčné žilky neobsahují tracheu, a pokud tomu tak je, jde o původně podélnou (longitudální) žilku, která byla postupem evoluce přesunuta do příčného směru. Podélné útvary, jevící se jako žilka, nemusí obsahovat tracheu. V tomto případě se jedná o sekundárně vzniklý útvar, např. zesílení membrány v místě flexní linie nebo ohybové linie, podél které je křídlo skládáno. Jak bylo zjištěno, žilky jsou mezidruhově velmi variabilní útvary. Tracheu mohou postrádat také hlavní podélné žilky, ovšem to je specifický znak, který se vyskytuje např. u ploštic (řád Heteroptera). U tohoto hmyzu dokonce nemusí jít ani o tubulární útvar, pouze o velmi zesílené útvary zajišťující pouze mechanickou pevnost. Morfologicky je tedy velice složité rozlišit tyto tzv. primární žilky a sekundárně vyvinuté útvary vzniklé později v evoluci dané skupiny. Pro doplnění uvádím, že není vyloučeno, že sekundární útvary připomínající žilku mohou být také tubulární (Hamilton 1972).

Zásadní funkcí podélných žilek je rozvádění hemolymfy křídlem. To je důležité především kvůli rozvodu tekutin, neboť kutikulární membrána se při nedostatku tekutin stává velice křehkou (Béthoux a Nel 2001). Prvním typem žilek je tenkostěnná žilka s velkým průtočným profilem (obr. č. 4: 1A). Její význam spočívá v pokrytí spotřeby hemolymfy na poměrně velké ploše. Proto se tento typ vyskytuje především jako hlavní podélné žilky. Zároveň je nejlepší kombinací minimální váhy a vysoké odolnosti při ohybu křídla. Zužuje se směrem od těla hmyzu k distální části křídla až do přerušení průtoku. Při mechanickém přetížení má tendenci se lámat, toto nebezpečí však částečně kompenzuje relativně vysoký tlak hemolymfy uvnitř. Druhým typem (obr. č. 4: 1B) jsou žilky na průřezu výrazně eliptické s dlouhou podélnou osou, která je přibližně kolmá k ploše křídla. Na obrázku jsou znázorněny dvě sousední žilky, které díky svému tvaru odolávají postrannímu ohýbání. Na průřezu jsou dorzoventrálně téměř symetrické, přičemž větší plocha průřezu leží na vnější části ohybu. Tento typ žilek, typický např. pro motýlice (čeleď Odonata: Calopterygidae), tvoří skládaný profil složený z příčných nosníků napojených na sebe hřebeny právě v místech průchodu žilek. Eliptický tvar zajišťuje pevnost podélně v horizontální rovině vůči křídlu, naopak v rovině kratší osy je pevnost omezena. To je ovšem kompenzováno výskytem příčných žilek. Dalším typem žilek jsou opět dvě sousední žilky ve „skládaném“ profilu křídla, ovšem v tomto případě jsou vzájemně velice odlišné (obr. č. 4: 1C). Žilka v horním ohybu je na průřezu asymetrická, tlustostěnná a její profil přesahuje kolmo k průměrné rovině křídla. Naopak žilka ve spodním ohybu je velice tenká se slabou stěnou, eliptického tvaru s delší osou souběžně s průměrnou plochou křídla. Silnější žilka je odolná proti ohybu ve vertikálním směru, menší pevnost v horizontální rovině je kompenzována příčnými žilkami. Slabší žilka je pak slabá ve všech směrech, tudíž dochází k jejímu ohybu ve vertikální rovině. Takto strukturovaný hřeben křídla je typický pro některé druhy z řádu Orthoptera. Tímto jsme vymezili základní morfologické typy podélných žilek (Wootton 1979).

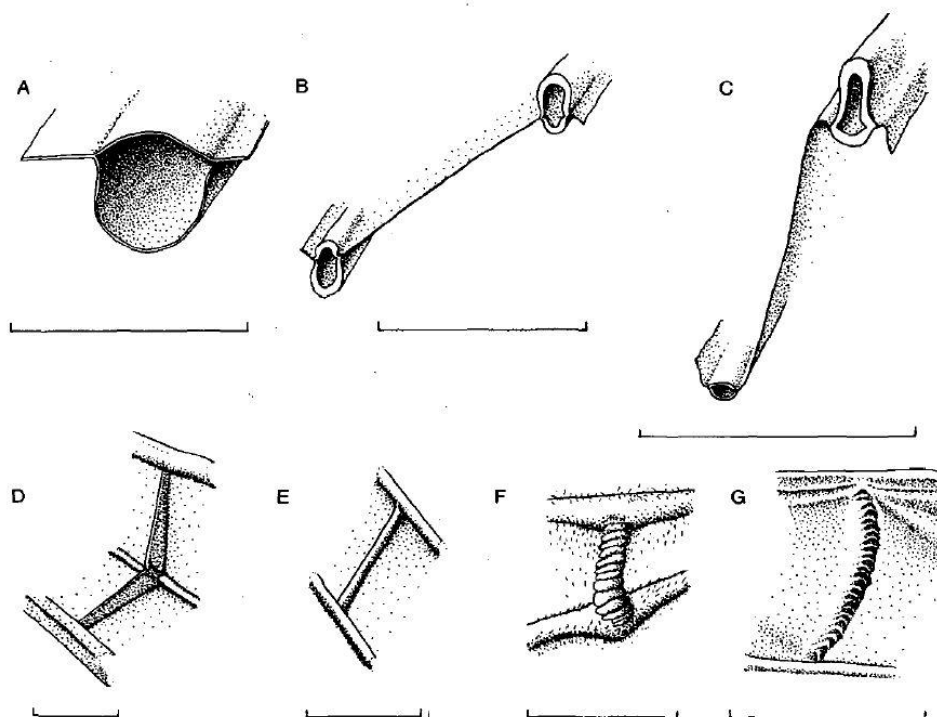
Příčné žilky jsou morfologicky ještě variabilnější než podélné, zde popíší několik nejobvyklejších typů. Prvním je velice pevná varianta příčné žilky, která se nejčastěji vyskytuje v oblastech, vyžadujících vysokou míru tuhosti křídelní plochy. Dvojice těchto pevných žilek (obr. č. 4: 1D) spolu vytvářejí nosníky spojující první tři podélné žilky do pevného předního okraje křídla. Jejich tlustostěnné modifikace se pak objevují na vroubkovaných plochách křídel, kde opět zvyšují jejich tuhost.

Dalším typem jsou jednoduché příčné žilky, vyskytující se prakticky u všech druhů hmyzu. Najdeme je především na plochách křídla s vysokou cirkulací hemolymfy. Nevyznačují se žádnými specifickými vlastnostmi, a proto jsou nejčastěji se vyskytujícím typem příčných žilek (obr. č. 4: 1E). Dalším typem je žilka vyskytující se na klavální flexní linii. Jde o kratší typ žilky vyskytující se pouze na křídlech aktivně se podílejících na letu. Na povrchu je vroubkovaná což zajišťuje její podélnou flexibilitu (obr. č. 4: 1F). Posledním typem je pak delší zahnutá žilka vyskytující se specificky u kobytek (Ensifera) (Wootton 1992).

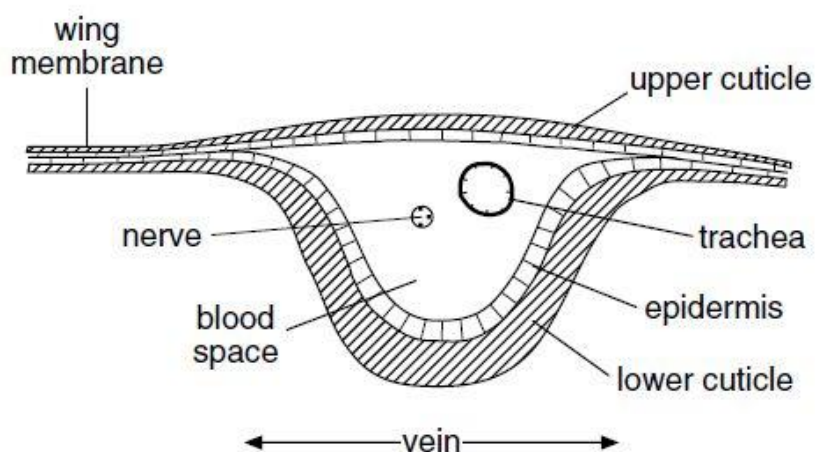
Vroubkovanou strukturu žilek lze označit za velice důležitý prvek, zajišťující flexibilitu žilek bez nebezpečí poškození jejich stěny a tedy zmenšení nebo úplné přerušení průtočného profilu. Takto strukturované žilky se tedy velice často nacházejí na liniích, podél kterých je membrána ohýbána a zajišťují tak nepřerušovanou dodávku nutných látek dále do okolní nervatury (Chapman 1998).

Dalším morfologicky variabilním prvkem jsou místa, kde se žilky spojují. Tyto spoje můžeme rozdělit do dvou základních skupin. Spoje, které jsou rigidní, tedy v nich nedochází k vzájemnému pohybu spojených žilek a spoje, které jsou naopak flexibilní a vytvářejí spoj podobný pantu. Ovšem přesnou morfologii těchto spojů nelze zde detailně obsáhnout, neboť např. pouze u vážek (Odonata) je známo okolo sta druhů spojů mezi žilkami. Flexibilita spojů žilek je velice důležitá pro správný pohyb křídla neboť umožňuje jeho ohýbání.

O mikrostruktuře kutikuly tvořící stěny žilek máme relevantní informace pouze u několika málo druhů hmyzu. Ovšem lze předpokládat, že základní mikrostruktura kutikuly nebude mezidruhově výrazně odlišná (Andersen 1979). Na příkladu několika druhů sarančat bylo vyzkoumáno, že vnější kutikula žilek je tvořena spirálovitě uloženými fibrilami chitinu. Vnitřní vrstva je pak kombinací spirálovitých a rovnoběžných chitinových vláken. Rovnoběžná vlákna jsou souběžná se směrem průchodu žilek, čímž zvyšují podélnou odolnost žilek. Spirálovitě uložená vlákna pak mají za úkol zabránit podélné rotaci (Vincent a Wegst 2004).



Obr. č. 4: Morfologické typy křídelních žilek. **A, B, C** = příčné řezy podélných žilek: **A** – Přední křídlo *Papilio rumanozwia* (Lepidoptera, Papilionidae). **B** – Subžézné žilek, přední křídlo, *Calopteryx splendens* (Odonata: Calopterygidae). **C** – Hřeben tvořený dvojící žilek, zadní křídlo, vagus, *Schistocera gregaria* (Orthoptera, Acrididae). **DEFG** = nákresy příčných žilek: **D, E** – nodum, remigium, *Calopteryx virgo* (Odonata: Calopterygidae). **F** – CuA, *Eristalis tenax* (Diptera, Syrphidae). **G** – vannus, *Schistocera gregaria* (Orthoptera, Acrididae) (převzato z Wootton, 1992).



Obr. č. 5: Průřez křídlem v místě výskytu žilek (převzato z Chapman, 1998).

2. 1. 4 Membrána

Základním stavebním materiálem membrány je chitin. Tloušťka membrány křídel hmyzu je velice variabilní. Pohybuje se od pouhých několika mikrometrů u nejdrobnějších druhů hmyzu, až po více než milimetr silné krovky brouků. Původní uspořádání do vrstev je na mnoha místech porušeno, u nejtenčích křídel může být membrána složena pouze z epikutikuly. Naopak u silných křídel např. u řádu rovnokřídlých (Orthoptera) vždy křídla sestávají z exokutikuly a na velkých plochách endokutikula často chybí. U krovek se samozřejmě jedná o membránu tvořící strukturu, jenž neslouží k letu, ale její složení je velice podobné. Běžná membrána křídla je většinou poloprůhledná a díky své povrchové struktuře může mít často duhový odlesk. Mimo to křídla některých druhů hmyzu jsou různobarevná. To je způsobeno pigmentem obsaženým v buňkách pokožky. Za pomoci polarizačního mikroskopu bylo zjištěno, že u silnějších membrán se vyskytuje tzv. protokutikulární vrstva dostatečně silná, aby ji bylo možno identifikovat pomocí lomu světla. Díky tomuto pozorování bylo zjištěno, že uložení chitinových mikrofibril není náhodné, naopak že vždy vykazuje jistou míru organizovanosti (Wootton 2002). Například u studovaného rodu *Schistocera* jsou fibrily v pevné přední části křídla orientovány vzájemně souběžně, diagonálně v buňce. Tato konformace má dobré vlastnosti co se týče výsledné tuhosti materiálu, jehož strukturu vytváří (Banerjee 1988, 2007). Naopak existují případy, kdy určitá část křídla vyžaduje vysokou míru flexibility. Kupříkladu u sarančat (Caelifera: Acridoidea) se tato membrána účastní složitého skládání/rozkládání křídel, při kterém dochází k výrazné deformaci některých buněk. Pružností membrány a přítomností vrásnitých žilek je tento proces umožněn (Wootton 1992).

2. 1. 5 Povrchové struktury

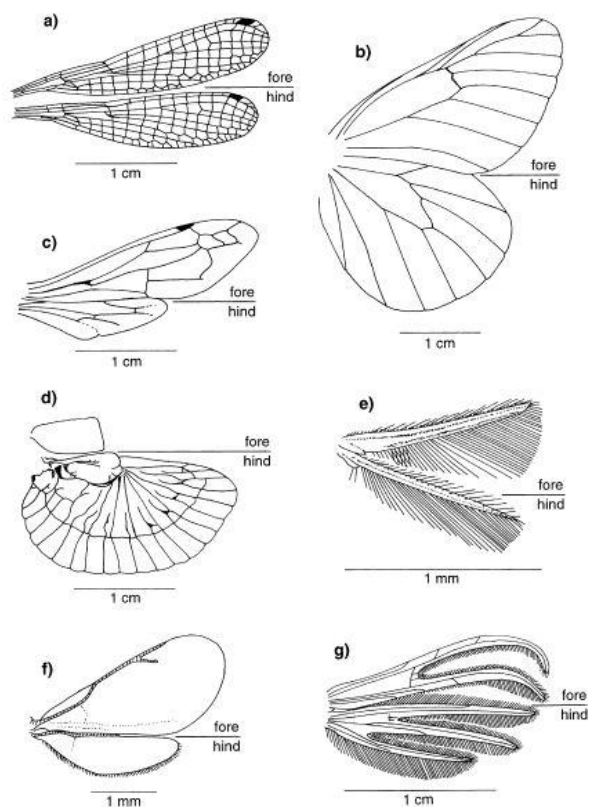
Na povrchu křídla nalézáme výběžky, tzv. mikrotrichia, u hmyzu s většími křídly také makrotrichia, které dodávají křídlu jakýsi „semišový“ vzhled. Dalším derivátem membrány mohou být šupinky, pokrývající celé křídlo a často také tělo. Nejtypičtějším příkladem je řád Lepidoptera. Ten se vyznačuje často velmi pestrým zbarvením křídla právě díky výskytu šupin a pigmentů na nich. Barva křídla může být také dána strukturou a

vzájemným uspořádáním šupinek. Je také nutno dodat, že šupiny mají také vliv na proudění vzduchu kolem křídla a v některých případech zlepšují aerodynamické vlastnosti křídla. Tyto struktury pak můžeme nalézt také u jiných druhů hmyzu v různých řádech (Psocoptera, Trichoptera, Diptera, Coleoptera), ovšem zdaleka ne tak často jako u motýlů. Je třeba zmínit, že (mimo jiné) tyto chloupky a šupinky mohou mít také vedlejší význam, jako např. pro termoregulaci (v případě přítomnosti na těle jedince). Jako zajímavost lze pak uvést význam povrchových struktur v obranném systému a splývání s prostředím, dokonce se uvažuje o tom, že výskyt šupin zvyšuje pravděpodobnost úniku jedince z pavoučí sítě (Linsley a Gorton 1959).

2. 1. 6 Druhy a tvary křídel

Tvar křídla je z větší části udáván aerodynamickými potřebami daného hmyzu, nicméně menší roli zde hrají i jiné faktory, jako například životní prostředí a jiné ekologické faktory. Existuje několik obecných pravidel, platných u většiny známých druhů hmyzu.

Dlouhá křídla, v poměru k tělu, a s úzkou bází mají většinou druhy, které se nevyznačují rychlým letem. Dobrým příkladem jsou např. motýlice (Odonata: Calopterygidae) nebo mravkolvi (Neuroptera: Myrmeleontidae). Tato křídla způsobují minimální tah vůči tělu, především při kmitu shora dolů. Naopak křídla se širokou bází jsou většinou typická pro rychle létající hmyz. Vyznačuje se jimi velká část druhů hmyzu, např. zástupci řádu Orthoptera, většina zástupců řádů Hemiptera, Lepidoptera a Odonata: Anisoptera (Wootton 1992).

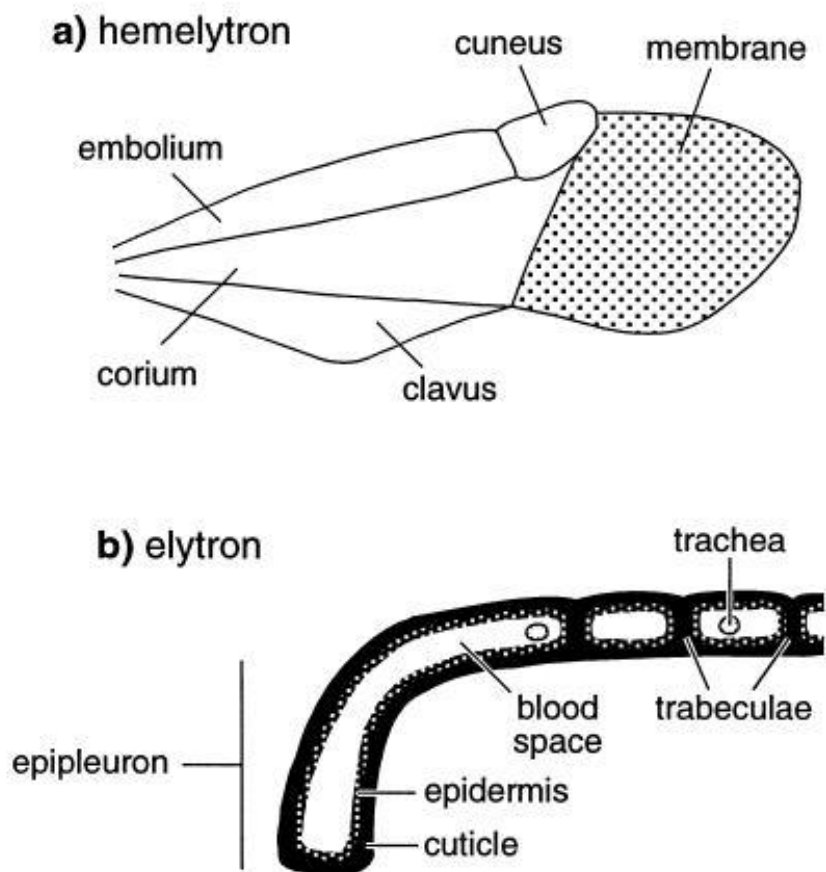


Obr. č. 6: Typy křídel: a) vážka, b) motýl - bělásek, c) blanokřídlý hmyz – sršeň, d) škvor, e) třásněnka f) blanokřídlý hmyz - čeleď Eulophidae, g) motýli – pernatěnka (převzato z Chapman, 1998).

Zadní a přední pár křídel jsou ovšem jen zřídka totožné. Výjimkou jsou skupiny s přibližně elipsovitým tvarem křídel, u kterých se zadní a přední pár zásadně neliší (Odonata, Isoptera, Mecoptera). U většiny druhů hmyzu nalezneme dva odlišné páry křídel, popř. pouze jejich deriváty např. haltery apod. U většiny zástupců řádů Ephemeroptera a Hymenoptera se vyskytují pouze redukovaná zadní křídla. V poměru k přednímu páru jsou podstatně menší, u výjimek dokonce chybí úplně (rod *Cloeon*). Specialitou řádu dvoukřídlých (Diptera) jsou modifikace zadních křídel do formy tzv. „halter“, viz dále. Další druhy hmyzu mají oproti předešlým výrazně větší pár zadních křídel, který v těchto případech produkuje většinu energie potřebné pro let. Často jsou to druhy, které mají první pár přeměněný v tegminy nebo ochranné krovky apod. (Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Dermaptera a většina zástupců Coleoptera). Nejmenší druhy hmyzu jako např. Thysanoptera a část zástupců Hymenoptera a Coleoptera (Staphylinoidea), mají pak křídla podlouhlá, podepřená pouze

jednou nebo dvěma žilkami, velice často složitě třepená a pokrytá šupinkami a jinými povrchovými strukturami (viz níže).

Jak již bylo zmíněno, existují druhy hmyzu, disponující předním párem křídel, které jsou výrazně silnější a slouží k ochraně slabých křídel zadních. Tím samozřejmě ztratila původní funkci, tedy produkci aerodynamických sil potřebných k letu. Tato zesílená křídla nazýváme „krytky“ (tegminae) a jejich pravou úplnou formu nalezneme u skupin Blattodea, Mantodea, Orthoptera a Dermaptera, kde kompletně překrývají složený pár zadních křídel. Heteroptera pak mají tzv. „polokrovky“ (hemelytra), tedy přední křídla zesílená pouze v jejich bazální části. Tato bazální část je pak často žilkami rozdělena do více oblastí (viz obrázek č. 6) (Wootton 1996). Nejsilněji sklerotizované krovky se vyskytují u brouků (Coleoptera), kde dosahují tloušťky v řádech milimetrů. Tyto krovky jsou duté, nemají v sobě žilky, ale pouze prostory kudy hemolymfa proudí. Původní dráhy průchodu žilek lze odvodit z dráhy trachejí, které jsou zachovány. Prostory jsou orientovány rovnoběžně směrem od báze krovky, odděleny silnými kutikulárními stěnami. Takto uspořádané struktury se pak na povrchu projevují jako vroubky.



Obr. č. 7: Přední křídla přeměněná v polokrovky a krovky a) modelový příklad polokrovky, b) schematické znázornění příčného řezu krovkou (převzato z Comstock, 1918).

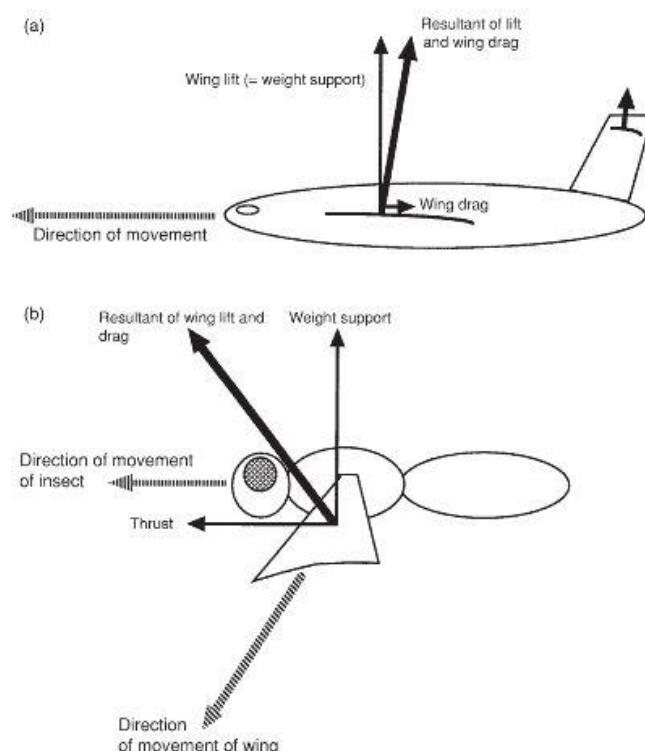
Další zajímavou modifikaci křídel můžeme nalézt u řádu Orthoptera, jehož někteří zástupci mají přední pár křídel uzpůsobený k vydávání zvuků (Engel a Grimaldi 2004). Tyto struktury ovšem neslouží k létání. U některých druhů se pak například objevily dlouhé výběžky zadních křídel, pravděpodobně mající za úkol odvádět případného predátora od životně důležitých částí těla stuholetek (Neuroptera: Nemopteridae).

Relativně početná je skupina hmyzu, která křídla buď úplně postrádá, nebo je má velice redukovaná a neslouží k létání. Redukce křídel může být primární nebo sekundární. U zástupců skupiny Apterygota jde o vlastnost primární, tedy žádný z předků dnešních apterygot křídla neměl. Naopak například u zástupců řádů Siphonaptera a Phthiraptera proběhla ztráta křídel druhotně v průběhu evoluce jako adaptace na jejich ektoparazitický způsob života. Jediné dva řády, mezi jejichž zástupci nenalezneme bezkřídlé formy, jsou Odonata a

Ephemeroptera. Velice častým jevem je přítomnost křídel jen u jednoho pohlaví daného hmyzu (Embioptera, Strepsiptera) (Benton 2002). U termitů nebo např. mravenců jsou okřídlení pouze jedinci schopni rozmnožování, přičemž jde o křídla dočasná, která jsou později (po rozmnožení) odlamována a létací svaly degenerují (Scheffrahn a Nan-Yao 1994).

2. 2 Funkce křídel hmyzu

Křídlo hmyzu je komplexním systémem membrán a žilek specifického tvaru, který je dostatečně pevný při zachování minimální hmotnosti. Právě stavba křídla hmyzu, umožňující flexibilní změnu tvaru s ohledem na okolní proudění vzduchu, je stěžejní pro to, aby byl hmyz schopen letu. I přesto, že jsou změny stavu a tvaru křídel kontrolované, je struktura uspořádána tak, aby se tyto změny uskutečňovaly výhradně pasivně. Aby jakýkoli organismus živočišné říše byl schopen aktivního letu, musí vyvinout zdvih a tah. Zdvih je síla, působící ve vertikálním směru a „zdvihá“ tak váhu těla jedince. Tah je síla, která působí v rovině horizontální, zajišťuje tedy pohyb dopředu a dozadu (Wootton 1992).

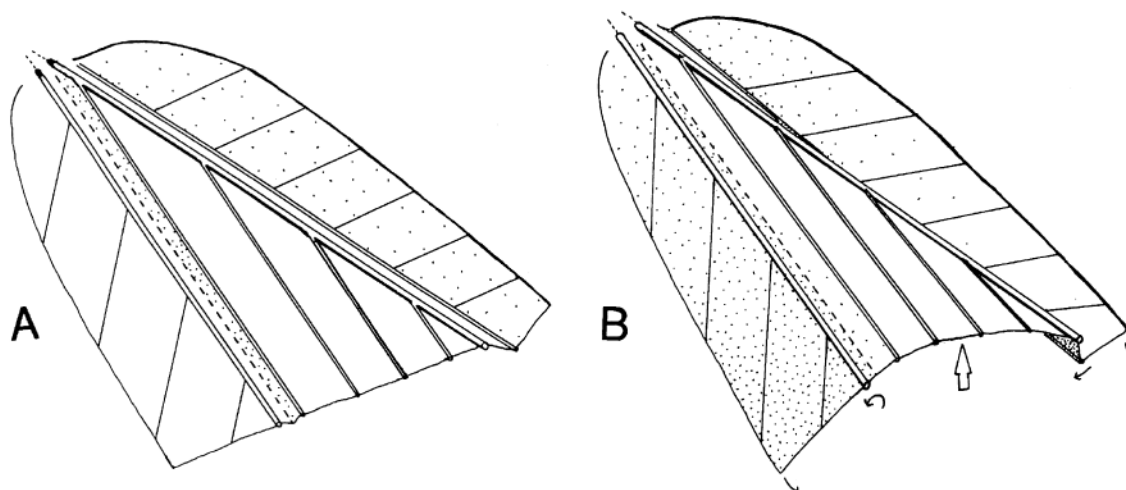


Obr. č. 8 : Porovnání letu bez aktivního pohybu křídel (a) a s aktivním pohybem (b), zobrazení vektorů jednotlivých sil potřebných k letu (převzato z Wootton, 2002)

2. 2. 1 Ohyby křídla v průběhu letu

K tomu aby mohlo křídlo vyvinout maximum aerodynamické síly, není potřeba jen dostatečné tuhosti pro odolání tlakům vzduchu při jeho pohybu, ale také vysoké míry pružnosti k maximalizaci výstupné aerodynamické síly. Rigidita křídla se uplatní především v průběhu pohybu shora dolů, kdy se křídlo opírá celou svou plochou o vzduch a vytváří tak vztlak. Pružnost křídla je poté důležitá při pohybu vzhůru, kdy dochází ke komplikovanému komplexnímu ohybu v tzv. „flexních liniích“ díky čemuž se minimalizuje jeho odpor a naopak tak vznikají pozitivně orientované síly napomáhající udržet vztlak a tah na dostatečné úrovni. Tyto flexní linie jsou ohebné mimo jiné také proto, že tam kde se kříží s žilnatinou, jsou jednotlivé žilky výrazně zeslabeny (Kukalová-Peck 1982).

Dvě základní podélné flexní linie jsou velice rozšířené, naopak jejich redukce je výjimečná. Jednou z nich je mediální flexní linie, procházející podél radiální plochy křídla v téměř celé její délce. Tato linie umožňuje pohyb zadní části křídla v závislosti na aktuální zátěži části přední. U některých druhů se vyskytují také příčné flexní linie. Kupříkladu u skupiny Auchenorrhyncha (křísi) tato linie předěluje celou šíři křídla. Odděluje tak část přiléhající k tělu (proximální) a část distální. Linie je specifická tím, že žilky, přes které probíhá, jsou v tomto místě zeslabeny pouze ze spodní strany. Následkem toho se v této linii křídlo ohýbá směrem dolů, přičemž pohyb vzhůru (při mávnutím křídla směrem dolů) je omezen. Tato vlastnost se vyskytuje také u flexních linií jiných druhů hmyzu. U těchto druhů hmyzu se však většinou jedná o větší množství drobnějších linií vyskytujících se po celé ploše křídla. Poskytují tak větší odolnost vůči ohybu směrem vzhůru při pohybu křídla směrem dolů. Jedná se o další způsob maximalizace množství produkovaného vztlaku (Wootton 1992).



Obr. č. 9: Schematické znázornění ohybů křídla bez zátěže (A) a se zátěží (B) typických pro zástupce řádu Neuroptera (převzato z Wootton, 2002).

2. 2. 2 Skládání křídel

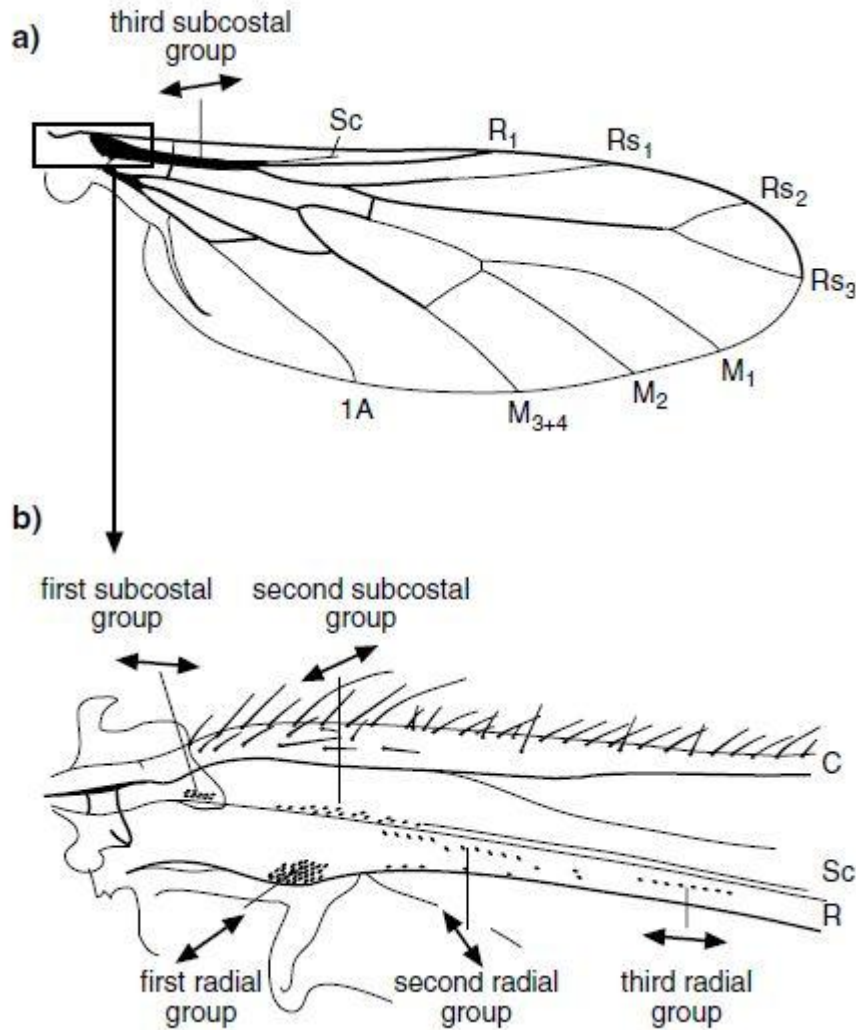
V době kdy nelétá, dokáže většina druhů hmyzu skládat svá křídla do klidové polohy. Složení křídel je podmíněno výskytem podélných, u některých druhů i příčných rýh, podél kterých je křídlo schopno přehnout se téměř o 180 stupňů. U některých druhů hmyzu se skládání křídel uskutečňuje mimo jiné díky flexním liniím (viz. výše).

U většiny zástupců Neoptera se také vyskytuje tzv. „jugální ohyb“. To umožňuje složit anální plochu křídla pod přední část, především v případě druhů se silně rozvinutou anální plochou křídla (Blattodea) (Wootton 1979). Skládání je poháněno svaly napojenými na pleuron a 3. axilární sklerit, které tak působí pohyb skleritu napojeného na křídlo směrem nahoru a směrem k tělu. Tento sval se také významně účastní produkce vztlaku za letu. U některých druhů blanokřídlého hmyzu můžeme pozorovat umístění rýhy ohybu blízko flexní linii. Takto uspořádaná kutikula křídla zajišťuje existenci pouze dvou fází uložení křídel, které jsou stabilní a nevyžadují práci svalů – plně rozvinutá a složená (Danford a Michener 1988). Druhy disponující přeměněnými předními křídly (krovkami), mají zadní křídla uzpůsobena tak, aby se ve složené fázi byla schopna kompletně ukrýt pod krovky. To je umožněno příčným skládáním zadních křídel, tedy především pružným oddělením distální žilnatiny křídla od proximální. To je zajištěno strukturou kutikuly, která

v místech ohybu tvoří výrazně slabší stěny cév (Hammond 1979). Existují další specifické způsoby uchycení křídel v klidové poloze, např. spojení předního a zadního páru pomocí rýhy okolo plamky předního křídla, na kterou nasedne pár zadní a podobně.

2. 2. 3 Smyslová ústrojí na křídlech hmyzu

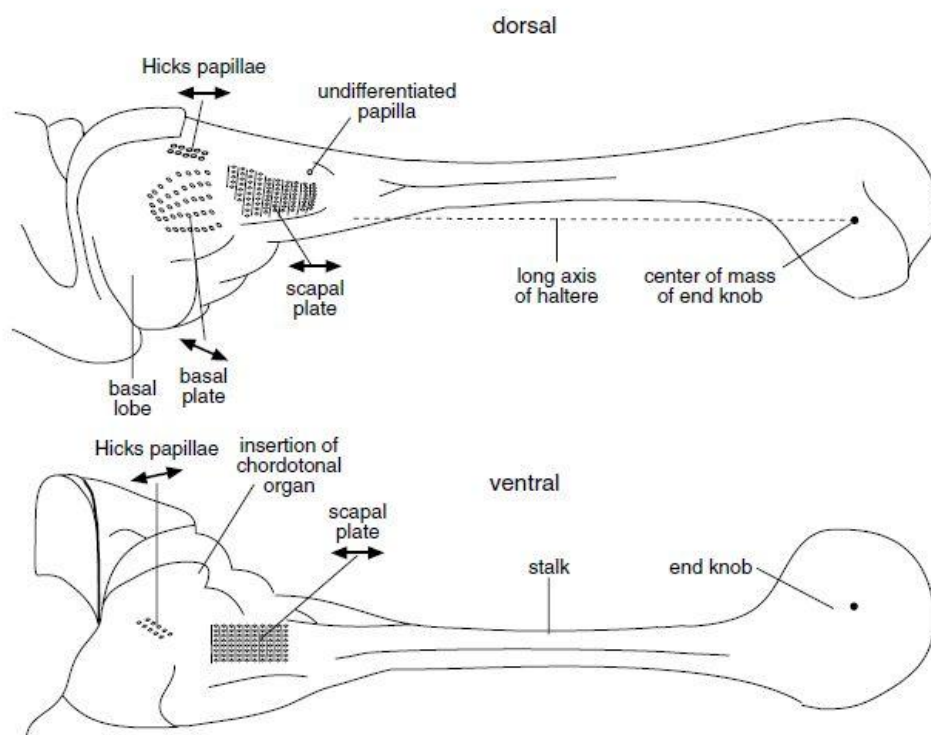
U všech známých druhů hmyzu nalezneme na křídlech smyslové buňky. Jejich počet a umístění je mezidruhově variabilní. Nejvíce smyslových buněk mají na křídlech zpravidla dobří letci, tedy lze říci, že čím obratnější letec daný druh je, tím větší počet smyslových buněk má. Pro příklad uvedu velice obratného letce včelu (rod *Apis* Linnaeus, 1758), která má na každém z křídel předního páru okolo sedmi set těchto receptorů. Na druhé straně druhy jako jsou např. srpice (*Panorpa* Linnaeus, 1758) jich mají pouze sedmdesát. Zpravidla se jedná o mechanoreceptory v podobě vlásků uspořádaných podél hlavních žilek. Mechanoreceptory reagují na dotyk, a tedy také na proudění vzduchu okolo křídla, čímž jedinci podávají zprávu o jeho poloze, rychlosti apod. Chemoreceptory jsou známy pouze u zástupců dvoukřídlých. Receptory jsou nejhojněji rozloženy ve skupinkách na radiální a subcostální žilce, tedy na přední hraně křídla, kde je možno získat nejrelevantnější údaje o proudění vzduchu. U většiny druhů hmyzu se receptory nacházejí na svrchní i spodní straně křídla, pouze u čeledi sarančovití (Orthoptera: Acrididae) a řádu Blattodea (švábi) je nalezneme jen na spodní straně. U dvoukřídlých (Diptera) nalezneme další skupinu receptorů na tegule.



Obr. č. 10: Rozmístění receptorů na bázi křídla mouchy. A) pohled na celé křídlo s vyznačenou zvětšenou oblastí, b) podrobný náčrtek zvětšené oblasti (převzato z Chapman, 1998).

Mechanoreceptory se však liší nejen svou polohou, ale také morfologicky. Skupiny citlivých buněk na bazální části žilek jsou tvořeny malými oválnými buňkami uspořádanými lineárně, což pravděpodobně umožňuje určení směru proudění. V distální části žilek jsou pak větší, kruhové a nejsou schopné podat informaci o směru proudění. Funkcí receptorů na bazální části křídla je získávání informací pro nervový systém, který podle nich zajišťuje stabilitu při letu. U distálních buněk se předpokládá, že reagují na ohyby křídla při letu (Dickinson 1992). Speciálním orgánem, vyskytujícím se pouze u řádu dvoukřídlovců (Diptera), jsou tzv. „Haltery“, smyslové orgány zajišťující ještě lepší stabilitu v průběhu letu. Jedná se o přeměnu zadního páru křídel, který ztratil svou původní funkci. Morfologicky křídlu

prakticky vůbec neodpovídá (viz. obr. č. 11), neboť je tvořen bazálním lalokem, podlouhlou stopkou a výrazným rozšířením na konci. Složením se jedná o strukturu téměř kompletně sklerotizovanou, tedy neschopnou ohybu, s výjimkou bazální části kde ze spodní strany nalezneme pružnější vrstvu zajišťující omezený pohyb haltery. Ztlustlý konec haltery má sice poměrně elastickou tenkou membránu, je však tvořen buňkami s velkými vakuolami, které udržují jeho tvar. Co do velikosti jsou haltery relativně variabilní s ohledem na velikost předních křídel, běžně se jedná průměrně o desetinu délky. Na bazálním laloku je několik skupin mechanoreceptivních buněk, homologických se skupinami buněk na původním křídle. Na svrchní straně haltery jsou tři skupiny sensitivních buněk uspořádaných v ploškách orientovaných v různých úhlech vůči podélné ose haltery. Na spodní straně nalezneme dvě skupiny buněk a tzv. „chordotonální orgán“, vláknitý útvar citlivý na ohyby v podélné ose haltery. Obecně lze říci, že tato sensitivní místa zachycují vertikální pohyb haltery a tím podávají podrobnou informaci o poloze těla a proudění vzduchu okolo.



Obr. č. 11: Schematický náčrt Haltery zespoda (ventrální a dorsální pohled) s příslušnými receptory. Šipky znázorňují jejich orientaci (převzato z Pringle, 1948).

3. Vývoj křídel hmyzu

Létající hmyz se od ostatních letuschopných organismů liší tím, že křídla se vyvinula jako samostatné struktury sloužící prakticky jedinému účelu, přičemž zůstaly zachovány končetiny a jiné pohybu schopné struktury jejich těla. Oproti tomu u ptáků (Aves) a netopýrů (Chiroptera) stejně jako u ptakoještěřů (Pterosauria) byly do podoby křídel modifikovány jejich přední končetiny. Ty se tak definitivně staly pouze nástrojem letu, přičemž zejména u ptáků kompletně ztratily své původní funkce. K tomu, aby se stala křídla hmyzu strukturou umožňující let, bylo samozřejmě potřeba, aby proběhly zásadní změny ve stavbě hrudi hmyzu umožňující vznik jakéhosi „motoru“ realizujícího příslušné pohyby (Wootton 2001).

První známé fosilní nálezy křídlatého hmyzu pocházejí z období svrchního karbonu (Prokop a kol. 2005, Brauckmann a Schneider 1996). Na základě několika fosilních nálezů existuje domněnka, že prvním křídlatým hmyzem na Zemi byl druh *Rhyniognatha hirsti* Tillyard, 1928 (Engel a Grimaldi 2004). Nález byl uskutečněn ve Skotsku a je datován do období před 396–407 miliony lety což spadá již do období středního devonu. Tento nález značně narušil původní domněnky o nejranějších druzích hmyzu a tak je mnoha vědci zpochybňován (Prokop a kol. 2005). Nalezené druhy hmyzu mají již plně vyvinuté dva páry křídel, které se od křídel recentních (moderních) druhů liší pouze v menších strukturálních prvcích (Carpenter 1992).

Evoluce způsobuje diversifikaci druhů, a protože hmyz je nejrozmanitější skupinou mezi žijícími organismy, poskytuje jeho studium jedinečně hluboký pohled do evoluční historie. Jako skupina je nedostižná jak v počtu druhů (a to jak recentních tak i druhů známých z fosilních nálezů), tak například v míře jejich působení na ekosystém apod. (Wilson 1992).

3. 1. Časová osa evoluce hmyzu

Předpokládá se, že první druhy hmyzu se objevily asi před 420 mil. lety, v období pozdního siluru. Proto je hmyz považován za jednu z nejstarších skupin suchozemských živočichů. Současně pevninu obývalo pouze několik dalších skupin členovců (např. Chelicerata - klepítkatci) (Rolfe 1980) a některé rostliny (první suchozemské rostliny,

pravděpodobně vzešlé ze zelených řas) (Graham 1993). Značná časová délka evoluce hmyzu znamenala obrovskou diversifikaci a radiaci. Recentním zástupcem takto starobylých živočichů může být např. rod *Latimeria* (Forey, 1980), jehož nejstarší fosilní zástupci jsou datováni až 380 milionů let.

Fosilní nálezy hmyzu však obsahují asi 45 mil. let dlouhou mezeru mezi nejstaršími nalezenými okřídlenými druhy (325 mil. let) a jejich neokřídlenými prapředky (Dudley 2001). Z nejranějších dob evoluce křídlatého hmyzu známe několik výrazných skupin - linií, které se dnes již na Zemi nevyskytují (např. Palaeodictyoptera), ovšem většina recentních linií nevznikla dříve než před 300 miliony lety (Brauckman, Brauckman a Groning 1996). Řada recentních čeledí hmyzu pochází ze spodní křídly tzn. z období před 120 miliony lety. Dalším obdobím vzniku některých linií hmyzu je pozdní trias (230 milionů let), ze kterého pocházejí například první zástupci čeledi Staphylinidae (Coleoptera) a první zástupci podřádu ploštic Nepomorpha (Heteroptera). Skupinou, jejíž linie sahá nejspíše až k nejranějším druhům hmyzu, jsou švábi (Blattodea). Nejprimitivnější druhy měly několik společných znaků s recentními druhy a žily v období před 320 až 150 miliony lety. Spojitost této skupiny je podložena také fylogeneticky (Dudley 2000).

Dnes úspěšné skupiny tzv. „sociálního“ hmyzu jsou doloženy nálezy zachovaných těl v jantaru eocenního stáří - včely (Hymenoptera: Apidae) (Engel 2001). Termiti a mravenci se objevili během křídly, přičemž z nálezů lze usuzovat, že úspěšnost této strategie je velice pozvolná (Grimaldi a Agosti 2000).

3. 2. Teorie vzniku křídel hmyzu umožňujících aktivní let

Vznik křídel hmyzu je jednou ze základních a nejstarších otázek při studiu živočichů. Na základě fosilních pozůstatků a studiu recentních druhů se nepředpokládá, že křídla vznikla pouze jednou, tedy že nejspíše došlo k vývoji homologických struktur u nezávislých skupin. Bohužel fosilní záznam je nespojitý, neboť neznáme prapředka křídlatého hmyzu. Záznamy dokládají náhlý výskyt poměrně velké škály již křídlatého hmyzu schopného aktivního letu. Proto již přes 100 let trvá spor, jak vlastně křídla vznikla. Existuje mnoho teorií, přičemž dvě z nich můžeme označit za základní a vzájemně protichůdné – paranotální teorie a exite – „skimming“ hypotéza (vycházející z teorie vzniku křídla z žaber larev hmyzu vyvíjejících se ve vodě) (Engel a Grimaldi 2004).

3. 2. 1. Paranotální teorie

Předpokládá vznik křídel z nepohyblivých výběžků hrudního terga – paranotálních laloků (Quartau 1986). Podle této teorie umožňovaly tyto struktury klouzavý let z vyvýšených míst (z rostlin apod.). Předpokladem pro vznik aktivních křídel je vytvoření pohyblivého spojení mezi tělem a těmito strukturami. Jako mezistupeň je uváděna možnost, že hmyz začal svůj klouzavý let postupně kontrolovat právě díky změnám v nastavení těchto struktur vůči směru proudícího vzduchu. Stěžejním důkazem pro pravdivost této teorie je přítomnost těchto laloků na člancích protothoraxu u nalezených fosilií, přičemž je na nich patrná také miniaturní síť žilek přibližně odpovídající nervatuře křídel recentních druhů hmyzu. Tato teorie také uvažuje o možném vzniku hmyzu se třemi páry křídel (Matsuda 1981).

Problémem této teorie je, jak vysvětlit vývoj nepohyblivého napojení laloků v tak komplexní pohyblivé připojení, které známe u zástupců Pterygota. Ani postavení svalů potřebných k letu neodpovídá napojení svalstva na původně nepohyblivé struktury (Hasenfuss 2002).

3. 2. 2. Exite - „Skimming“ teorie

Původem je tato teorie založena na vzniku křídel z pohyblivých přívěšků nedospělých jedinců druhů, vyvíjejících se ve vodě. Přívěšky měly vzniknout zvětšením a zploštěním výstupků na bázi končetin. Měly být (stejně jako zbytek končetiny) pohyblivě spojeny s tělem a napojeny na aktivní svalstvo. Těmto výstupkům říkáme „exity“. Při přeměně v dospělé a tedy přechodu na souš, tyto „přívěšky“ mohly zůstat a plnit nejdříve funkci termoregulační, později po jejich větším rozvoji mohly začít sloužit k létání (Kukalová–Peck 1991).

Pro tuto teorii hovoří několik zásadních faktů. Exity byly nalezeny na fosiliích bezkřídlého hmyzu. Navíc svaly napojené na tyto přívěšky jsou homologické se svaly sloužícími později k pohybu křídly. Dále pak bylo dokázáno, že přítomnost těchto přívěšků, byť ve formě velmi malých struktur, mohlo efektivně sloužit ke klouzání po vodní hladině. Z toho je také odvozen název „Skimming theory“ (Marden a Kramer 1994).

3. 3. Funkce křídla hmyzu s ohledem na jejich vznik

Odlišnosti ve stavbě článků u recentních druhů jsou již výsledkem jednotlivých adaptačních procesů v souvislosti s vývojem mechanismu pohybu křídel. Počátkem proměny laloků v křídla je jejich částečné oddělení od těla v místě styku, čímž se staly pohyblivými ve vertikálním směru. Pohybu dolů bylo dosaženo podélným vyklenutím terga zajištěným podélnými dorsálními svaly. K pohybu křídla vzhůru byla potřeba antagonistického působení. Zpočátku se tento pohyb pravděpodobně uskutečňoval díky přirozené elasticitě hrudních plátů. U moderních druhů hmyzu je tento pohyb zajištěn aktivně, pomocí svalů na jedné straně uchycených na spodní stranu terga podél podélných svalů a na straně druhé uchycených na sternum. Tyto mechanismy však zdaleka nestačí k tomu, aby bylo dosaženo aktivního letu. K pohybu nahoru a dolů se musí přidat další pohyby, a to pohyby v horizontální rovině, tedy dopředu a dozadu a pohyby v rámci samotného křídla, tedy jeho pružnost a schopnost částečné rotace v podélné ose. Tyto pohyby tak musí synchronně vytvářet komplexní pohyb křídla dostatečně efektivní na to, aby zajistil zdvih a tah. Pružnost křídla v podélné ose je pasivně zajišťována jeho odlišnou strukturou v různých částech. V přední části je křídlo silně vyztuženo sítí žilek, zatímco zadní část křídla je méně pevná, tedy více ovlivnitelná proudem vzduchu (Tiegs 1955). Takto pasivně řízený pohyb křídel by však měl jednu velkou nevýhodu. Je jasné, že za takového stavu by nebylo možné pohybovat jednotlivými křídly v rámci páru nezávisle na sobě. To znamená, že by se hmyz mohl pohybovat pouze směrem vpřed nebo vzad a nebylo by tak možné řídit směr letu. Ovšem moderní druhy jsou, jak víme, schopné letu do stran nebo například úplného zastavení v jednom bodě. Tyto manévrovací schopnosti zajišťuje aktivní regulace zakřivení křídel pomocí silných svalů, tzv. „přímých létacích svalů“, uložených kolmo na pleuru, uchycené na coxu (Cx) což také naznačuje jejich původní funkci při pohybu končetin (Wootton 1992).

Křídlo hmyzu se vyvinulo z kutikuly pokrývající tělo hmyzu, a proto je složeno prakticky ze stejných materiálů. Křídla hmyzu s proměnou nedokonalou vyrůstají podobně a zároveň jako ostatní přívěsné struktury, tedy končetiny, části ústního ústrojí apod. U recentních druhů vyrůstají po stranách mesothoraxu a metatoraxu, přičemž při každém svlékání se zvětšují bez větších změn ve struktuře, dokud larva neprojde proměnou v imago. U hmyzu s proměnou dokonalou (Holometabola) je tomu jinak. Zde dochází k vývoji křídel v larválním stadiu v prostoru pod vnější kutikulou (tzv. imaginální terčky).

Až v momentě, kdy jedinec svléká poslední larvální kutikulu, stávají se křídla externími orgány, které velice rychle rostou a jejichž vývoj je zakončen přeměnou v imago. V ontogenezi křídla se jako první utvoří dvouvrstvá epidermis, jejíž buňky se v další fázi prodlužují a vnitřní vrstvy buněk se spojují, čímž vzniká středová membrána. Dále jsou uvolňovány dutiny pro rozvoj cév a nervů. Okolo nich se pak zhušťují vrstvy buněk epidermis a tvoří zde silnou vrstvu kutikuly, která se tak stane stěnou cév a tracheí. V konečné fázi vývoje se epidermis prakticky vytrácí a křídlo dospělého je tak již z velké části kutikulárním orgánem (Roff 1986).

4. Závěr

Zkoumání tak rozsáhlého tématu jako je vlastní křídlo hmyzu, je velice složité především díky provázanosti jeho jednotlivých vlastností, dávajících dohromady funkční celek. Vhodné zkombinování hledisek na takto složitou strukturu je zásadní pro zpracování přehledné studie toho, jak vlastně tato struktura funguje a vypadá. Komplikovanost a zároveň komplexita křídla umožnila křidlatému hmyzu kosmopolitní rozšíření a mimo jiné i díky existenci křídla se dnes jedná o suverénně nejúspěšnější skupinu živočichů. Výzkum morfologie křídla hmyzu se za posledních několik desítek let posunul z roviny pouhého vnějšího pozorování až k fylogenetickým analýzám a pozorování mikroskopických struktur. Tyto nové možnosti poskytují nový a podrobnější pohled do složitého světa hmyzu a umožňují tak z „pouhého“ designu a morfologie učinit téma, které je velice úzce svázáno s funkcí celku.

Seznam literatury:

- Andersen, S. O.** (1979) Biochemistry of Insect Cuticle, *Annual Review of Entomology*. 24: 25–29.
- Banerjee, S. P.** (1988) Organisation of wing chicle in *Locusta moratoria* linnaeus, *Tropidacris cristata* linnaeus and *Romalea microptera* beauvais (Orthoptera: Acrididae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 17: 313–326.
- Banerjee, S. P.** (2007) Aeroelastic Analysis Of Membrane Wings. MS unpublished MSc. Thesis, Faculty of Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia, U. S. A., 107 pp.
- Benton, M. J.** (2002) Cope's rule. In *Encyclopedia of Evolution*, pp. 185 – 186, Oxford University Press
- Béthoux, O., Nel, A.** (2001) Venation pattern of Orthoptera. *Journal of Orthoptera research* 10: 195-198.
- Brauckmann, C., Schneider, J.** (1996) Ein unterkarbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1996 (1): 17–30.
- Brauckman, C., Brauckmann, B., Groning, E.** (1996) The stratigraphical position of the rdest known Pterygota (Insecta, Carboniferous). *Annales de la Société Géologique de Belgique* 117 (1): 47-56.
- Carpenter, F. M.** (1992) Insecta. In: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, Insecta (3–4). The University of Kansas and The Geological Society of America, pp. 1–655.
- Chapman, R. F.**, (1998) *The Insect, structure and function*, Cambridge university Press 769 pp.
- Combes, S. A., Daniel, T. L.** (2003) Flexural stiffness in insect wings, *The Journal of Experimental Biology* 206
- Comstock, J. H.** (1918) *The wings of insects*. Comstock Publishing Co. (publ.) Ithaca, New York:430 pp.
- Danford, B. N., Michener, CH. D.** (1988) Wing folding in Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 81(2):342-349.
- Dickinson, M. H., Lehman F. O., Sane S. P.** (1999) Wing station and the Aerodynamic Basis of Insect Flight, *Science* 284.
- Dudley, R.** (1998) Atmospheric oxygen, giant paleozoic insect and the evolution of aerial locomotor performance. *Journal of Experimental Biology* 201: 135-152.
- Dudley, R.** (2000) *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Princeton University Press, New Jersey, 536 pp.
- Edmunds, G. F., Peters, W. L.** (1972) A Revision of the Generic Classification of Certain Leptophlebiidae from Southern South America (Ephemeroptera). *Annals of the Entomological Society of America* 65:1398-1414
- Engel, M. S., Grimaldi, D. A.** (2004) New light shed on the oldest insect. *Nature* 427: 627-630.
- Forey, P. L.** (1980) Latimeria: Paradoxical Fish. *Proceedings of the Royal Society London* 208: 369-384
- Graham, L. E.** (1993) *Origin of land plants*, Wiley and Sons, New York, 287 pp.
- Grimaldi, D., Agosti, D.** (2000) A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Science* 97 (25): 13678-13683.

- Grimaldi, D., Engel, M. S.** (2005) Evolution of the Insects. Cambridge: Cambridge University Press, 755 pp.
- Haas, F., Beutel, R. G.** (2001) Wing folding and the functional morphology of the wing base in Coleoptera. *Zoology* 104: 123-141.
- Haas, F.** (2006) Evidence from Folding and Functional Line of Wings on Inter-ordinal Relationships in Pterygota. *Arthropod Systematics and Phylogeny* 64: 149–158.
- Hamilton, K. G. A.** (1972) The insect wing, part II. Vein homology and the archetypal insect wing, *Journal of the Kansas Entomological Society* 45: 54-58
- Hamilton, K. G. A.** (1972) The insect wing, part III. Venation of the orders, *Journal of the Kansas Entomological Society* 45: 145-162
- Hammond, P. M.** (1979) Wing-folding mechanisms in Beetles, with special reference to investigation of adephan phylogeny (Coleoptera), Carabid Beetles, Their evolution, Natural History and Classification 635: 113-180.
- Hasenfuss, I.** (2008) The evolutionary Pathway to Insect Flight – a Tentative Reconstruction, *Arthropod Systematics and Phylogeny* 66 (1): 19-35
- Kukalová-Peck, J.** (1974) Wing-folding in the Palaeozoic insect order Diaphanoptera (Paleoptera), with a description of new representatives of the family Elmoidae. *Psyche* 81: 315-333.
- Kukalová-Peck, J.** (1978) Origin and evolution of insect wings, and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology* 156: 53-125.
- Kukalová-Peck, J.** (1983) Origin of the insect wing articulation from the arthropodian leg, *Canadian Journal of Zoology* 61: 1618-1668.
- Kukalová-Peck, J.** (1991) Fossil History and the Evolution of Hexapod Structures, *The insects of Australia, a textbook for students and researchers (second edition)*, Melbourne University Press 141-179.
- Linsley, G. E.** (1959) Ecology of Cerambycidae. *Annals of the Entomological Society of America* 52: 125-131.
- Matsuda, R.** (1981) The origin of insect wings (Arthropoda:Insecta). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 10: 387-98).
- Marden, J. H., Kramer M. G.** (1994) Surface skimming stoneflies: a possible intermediate stage in insect flight evolution. *Science* 266: 427-30.
- Nalbach, G.** (1989) The Gear chase mechanism of the blowfly (*Calliphora erythrocephala*) in tethered flight, *Journal of Comparative Physiology A*, 165: 321-331. **Norberg, R. A.** (1972) The Pterostigma of insect wings an inertial regulator of wing pitch, *Journal of Comparative Physiology* 81: 9-22.
- Oldroyd, H.** (1949) Diptera I. Introduction and key to families, *Handbooks for the Identification of British Insects* 9: part 1.
- Parchem, R. J., Perry, M. W., Patel, N. H.** (2007) Patterns on the insect wing. *Current Opinion in Genetics & Development* 17(4): 300-308.
- Pringle, J. W. S.** (1948) The gyroscopic mechanism of the halteres of Diptera, *Philosophical Transactions of The Royal Society of London (B)* 347: 84-233.
- Prokop, J., Nel, A., Hoch, I.** (2005) Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeorthoptera). *Geobios* 38: 383-387.
- Rasnitsyn, A. P.** (1981) A modified paranotal theory of insect wing origin, *Journal of Morphology* 168: 331-338.
- Roff, D. A.** (1986) The Evolution of Wing Dimorphism in Insects. *Evolution* 40: 1009-1020.

- Rolfe, W. D. I.** (1980) Early invertebrate terrestrial faunas, pp. 117–157. In A. L. Panchen (Ed): *The Terrestrial Environment and the of Land Vertebrates*. Academic Press, London.
- Scheffrahn R. H., Su, Nan-Yao** (1994) Keys to soldier and winged adult termites (Isoptera) of Florida. *The Florida Entomologist* 77: 460-474.
- Schmidt – Nielsen, K.** (1984) *Scaling: Why is Animal Size so Important?*, Cambridge: Cambridge University Press, 241 pp.
- Snodgrass, R. E.** (1935) *Principles of insect morphology*, McGraw-Hill Book Co., Inc., New York & London, 667 pp.
- Tiegs, O. W.** (1955) The Flight Muscles of Insects-Their Anatomy and Histology; with Some Observations on the Structure of Striated Muscle in General. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 238: 221-348.
- Quartau, J. A.** (1986) An overview of the paranotal theory on the origin of the insect wings. *Publicacoes Faculdade de Ciencias do Porto* 194: 1-42.
- Vincent, J. F. V., Wegst, U. G. K.** (2004) Design and mechanical properties of insect chicle, *Arthropod Structure and Development* 33: 187–199.
- Wilson, E. O.** (1992) *The diversity of life*. Norton, New York, 424 pp.
- Wootton, R. J.** (1979) Function, homology and terminology in insect wings. *Systematic Entomology*, 4, 81-93.
- Wootton, R. J.** (1981) Support and deformity in insect wings, *Journal of Zoology* 193: 447-68
- Wootton, R. J.** (1992) Functional morphology of insect wings. *Annual Review of Entomology* 37: 113-40.
- Wootton, R. J.** (1996) Functional wing morphology in Hemiptera systematics. pp. 179-198. In: Schaefer, C.W. (ed.). *Studies on Hemiptera phylogeny*.
- Wootton, R. J.** (2001) How insect wings evolved. In: Woiwod, I.P., Reynolds, D.R. and Thomas, C.D. (eds). *Insect movement: mechanisms and consequences*. CAB International 2001: 43-64.
- Wootton, R.J.** (2002) Design, function and evolution in the wings of holometabolous insects. *Zoologica Scripta* 31 (1): 31-40.
- Wootton, R. J., Kukalova-Peck, J.** (2000) Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biological Review* 75: 129-167.
- Wootton, R. J., Ennos, A. R.** (2008) The implications of fiction on the origin and homologies of the dipterous wing. *Systematic entomology* 14: 507-520.